Das Problem der Farbübereinstimmung von Körperfarbe und Untergrund

Von

W. Hoesch, Okahandja, S.W.Afrika.

(Mit 2 Abbildungen)

(Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.)

Allgemeines.

Bei der Auswahl der Fundgebiete, in denen die Bälge für die vorstehend abgehandelte Sammlung südwestafrikanischer Säugetiere gesammelt wurden, war der Wunsch bestimmend, weiteres Material zu beschaffen für eine Überprüfung der bereits für andere Tierklassen Südwests nachgewiesenen Tendenz, in von Ost nach West zunehmend heller werdende Rassen aufzuspalten und Umgebungstrachten auszubilden. Beide Tendenzen treten — unabhängig voneinander — bei den südwestafrikanischen Kleinsäugern sehr deutlich in Erscheinung, und in der Mehrzahl der Fälle wird hierdurch ein erhöhter Anpassungsschutz des Tieres erreicht. Die Bezeichnung dieses Phänomens mit dem Ausdruck „kryptische Anpassung" ist aber voreilig. Außer den in mehr oder weniger gleitender Skala aufgehellten Formen enthält unser Material Belegstücke von „ökologischen Inseln", die einer anderen Rasse angehören als die Tiere gleicher Species aus dem diese Insel umschließenden Gebiet, und zwar einer helleren, wenn es sich um ein helleres Inselgebiet handelt, und einer dunkleren, wenn die Bodenfarbe des Insel-Fundorts dunkler ist als diejenige der benachbarten Fundorte. In vielen Fällen mußten bei der taxonomischen Auswertung des Materials zwangsläufig (d. h. um eine Verwirrung durch die Aufstellung einer Unzahl von neuen Rassen zu vermeiden), die Populationen ökologisch verwandter, aber geographisch getrennter „Inseln" in die gleiche geographische Rasse eingeordnet werden, obwohl kaum ein Zweifel bestehen kann, daß diese getrennt lebenden Populationen nicht gleichen genetischen Ursprungs sind. Das trifft insbesondere für die felsgebundenen Rassen der Gattungen *Rattus (Aethomys)* und *Petromyscus* zu, von denen niemals Stücke in einer Falle gefangen wurden, die in mehr als 30 m Entfernung vom Wohngebiet dieser Arten gestellt worden war. In der Namib-Wüste, aus der ein Teil der Inselbergstücke stammt, käme der Versuch einer Überquerung der vegetationsarmen Zwischengebiete einem Selbstmordversuch gleich. Da aber die Rassenaufspaltungen bei den Muriden und Macroseliden zu einem erdgeschichtlich späteren Zeitpunkt stattgefunden haben als die letzten Veränderungen im geologischen Aufbau des südwestafrikanischen Festlandgebiets, kann es sich bei gleich gefärbten Populationen ökologisch gleicher, aber geographisch getrennter Inselvorkommen nur um Konvergenzen handeln.

Dr. Lee R. Dice (3) hat sich bereits vor vielen Jahren bei der Bearbeitung der *Peromyscus*-Arten und -Rassen sehr eingehend mit diesem Problem auseinandergesetzt. Sein Befund lautet: "Mice which appear alike in pelage colour and in body proportions may not necessary have the same hereditary constitution." Er folgert: "The interpretation of a subspecies as being an ecological trend is more sound than the current concept of the vertebrate taxonomists, which holds, that the subspecies is a unit of descent, and which implies that it also is a unit of heredity". Die Frage der „ökologischen Einheiten" erscheint mir deshalb von Wichtigkeit, weil wir es dann mit einer Mehrzahl von Entstehungsherden bei phänotypisch gleichen „Anpassungsformen" zu tun haben würden. —

Aus der Welt der afrikanischen Bodenvögel sind solche Fälle von Parallelentwicklung isolierter Populationen, die zu einer Rasse vereinigt wurden, ebenfalls bekannt. Mac Donald (8) stellte die von mir im Etoscha-Gebiet gesammelten hellen Stücke der Lerche *Tephrocorys cinerea* zur gleichen Rasse *(„spleniata")* wie die im Küstengebiet nördlich Swakopmund lebenden Vögel. Im Zwischengebiet aber lebt die Rasse *anderssoni*. G. Niethammer sammelte in Bol am Ostufer des Tschadsees eine Serie sehr hell gefärbter Haubenlerchen, die sich von Vögeln der gleichen Art aus Somaliland und vom Rudolf-See nicht unterscheiden ließen und deshalb zu *Galerida cristata somalensis* gestellt wurden. Das Zwischenfeld von 2500 km Breite aber ist von zwei dunkler gefärbten Rassen *(isabellina u. alexanderi)* bewohnt. Niethammer schreibt hierzu (12): „Wir haben also hier das schon mehrfach diskutierte systematische Problem, zwei weit voneinander getrennte Populationen, zwischen die sich andere Rassen schieben, nicht unterscheiden zu können . . . Diese „Rassenkonvergenz" ist vielleicht am häufigsten bei den Alaudidae und hat sicherlich dazu beigetragen, daß über die Gültigkeit vieler Rassen bzw. ihre Benennung die Auffassung der Bearbeiter so verschieden ist. Denn im allgemeinen werden bei Neu-Beschreibungen geographischer Rassen nur die benachbarten Populationen zum Vergleich herangezogen. Die Frage, ob solche konvergenten Rassen eigene Namen verdienen, ist umstritten. Da die ternären Namen nur dann vergeben werden, wenn am Balg Kennzeichen zu sehen o d e r (gesperrt W. H.) zu messen sind, die diese Population von j e d e r anderen derselben Art unterscheiden, dürften folgerichtig zwei konvergente Rassen nur e i n e n Namen haben". Bei der Bearbeitung der standortsgebundenen Kleinsäuger, die viel mehr Lokalformen ausbilden als die beweglicheren Alaudiden, mußte aber diese letztere Schlußfolgerung G. Niethammers dahingehend abgeändert werden, daß für eine Neu-Benennung nicht sichtbare o d e r meßbare, sondern sichtbare u n d meßbare Unterschiede von allen anderen Populationen der gleichen Art vorliegen müssen. Tatsache ist aber, daß innerhalb der Populationen, die auf Grund ihrer Übereinstimmungen in den meßbaren morphologischen Merkmalen zu der gleichen Subspecies gestellt wurden, in den meisten Fällen noch Farbunterschiede bestehen, die groß genug sind, um eine Verteilung der einzelnen Populationen

auf die verschiedenen Fundorte auch ohne Kenntnis des Fangplatzes zu gestatten. Korrelationen zwischen Farb- und Maß-Abweichungen sind nicht erkennbar, es hängt vielmehr von dem zufälligen gleichzeitigen Auftreten meßbarer taxonomischer Unterschiede ab, ob Farbabweichungen zur Aufstellung neuer geographischer Rassen führen. Mit anderen Worten: Abweichungen, die keinerlei Selektionsvorteil für den Träger besitzen wie z. B. die relative Schwanzlänge, werden zwangsläufig höher bewertet als Farbmerkmale von großem Selektionswert.

Wie schon eingangs erwähnt, zeigen nicht nur Kleinsäuger-Arten der verschiedensten Gattungen, Familien, ja selbst Ordnungen in bestimmten, mehr oder weniger begrenzten Arealen die gleiche Reaktion auf gleiche Umweltsverhältnisse (soweit sie überhaupt zur Rassenaufspaltung tendieren), auch die Angehörigen anderer Tierklassen reagieren in gleicher oder ähnlicher Form. Dafür ein Beispiel: In bestimmten Teilen der Namib-Wüste gibt es eine „Einheitsfarbe", ein rötliches Gelb, das dem Farbton des Namib-Verwitterungsschuttes entspricht. Die Analogien in der Reaktion auf die spezifischen Standorts- und klimatischen Verhältnisse dieses Gebietes greifen sogar auf die Pflanzenwelt über: kleine sukkulente Steinpflanzen der Gattung *Lithops* zeigen die gleiche Farbanpassung an den Untergrund wie die Macroscelide *Elephantulus intufi namibensis*, die Nager *Gerbillus g. leucanthus* und *Gerbillus (Gerbillurus) vallinus*, die Lerchen *Certhilauda curvirostris damarensis*, *Tephrocorys cinerea spleniata* und *Ammomanes grayi grayi*, die Trappe *Heterotetrax rüppelli*, die Viper *Bitis peringueyi*, die Eidechse *Eremias undata gaerdesi*, der Fransenfinger *Meroles suborbitalis* und endlich wie die artenreiche Gruppe der flügellosen Krötenheuschrecken (Batrachotettiginae). Dieses Phänomen eines für große Teile der Tierwelt gültigen „Lokalkolorits" lassen sich auch für andere Bezirke Südwests, z. B. die Gegend um Usakos (Vor-Namib), für die Waterberg-Gegend, für das Etoscha-Gebiet und für das Kaokoveld nachweisen.

Der Material-Befund.

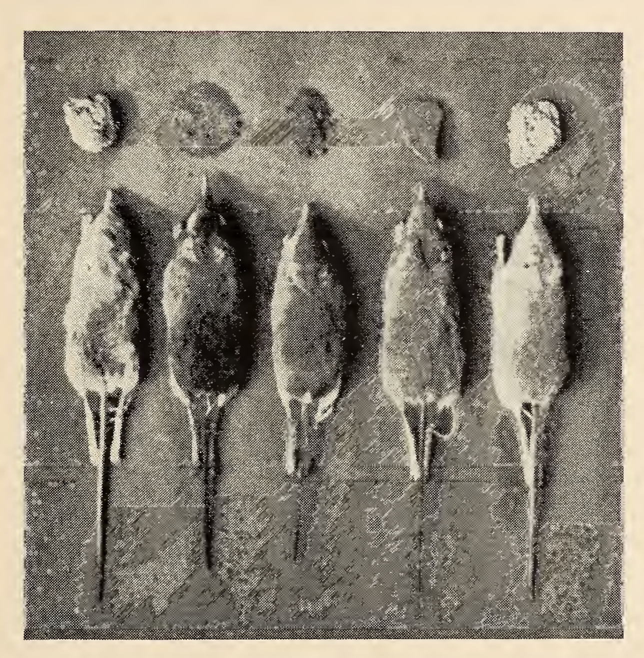
Die südwestafrikanischen Kleinsäuger-Arten, die zur Ausbildung von „Farbrassen" tendieren, zerfallen in zwei Gruppen. Zu der ersten, die auch in ihren östlichen Rassen stets ein „wüstenfarbenes" Kolorit beibehalten, gehören alle sog. „Gerbillen", also die Gattungen *Desmodillus*, *Gerbillus* und *Tatera*. Sie bilden zwar auch im Osten dunklere Formen aus als im Westen, gehören aber dennoch in allen Rassen zur Wüstenfauna, worauf schon die langen Hinterfüße und die behaarten Fußsohlen hindeuten. Die zweite, gleichfalls in Farbrassen aufspaltende Gruppe ist in meiner Sammlung für das Mus. Koenig mit folgenden Gattungen vertreten: *Elephantulus*, *Herpestes*, *Surricata*, *Procavia*, *Heterohyrax*, *Lepus*, *Pronolagus*, *Petromus*, *Rattus (Thallomys)*, *Rattus (Aethomys)*, *Mus*, *Petromyscus* und *Paratomys*. Aber nur ein Teil dieser Gattungen ist in der vorliegenden Sammlung durch genügend lange Serien und überhaupt

durch eine genügende Anzahl von Bälgen so vertreten, daß sie für eine Analyse des Anpassungsphänomens mit herangezogen werden könnten. Das wäre nur möglich, wenn alle von mir gesammelten und über die halbe Welt verstreuten Belegstücke für eine gemeinsame Bearbeitung zusammengezogen würden. — Meine eigenen Tagebuchaufzeichnungen decken sich im großen ganzen mit dem, was A. Roberts in seinem Buch „The mammals of South Africa" über die Farbunterschiede seiner von gleichen oder benachbarten südwestafrikanischen Fundorten stammenden Sammelstücke geschrieben hat. Wie in der Arbeit „Zur Säugetierfauna Südwestafrikas" bereits erwähnt, wurde bei der Bearbeitung meines Materials die gleiche Nomenklatur benutzt, die J. R. Ellerman, T. C. S. Morrison-Scott und R. W. Hayman in ihrer Publikation „Southern African Mammals" anwandten. Durch die vielen mit dieser Veröffentlichung durchgeführten nomenklatorischen Abänderungen, insbes. die Einziehungen vieler von A. Roberts und anderen aufgestellten geographischen Rassen sind in einer Reihe von Fällen tatsächlich vorhandene erhebliche Farbunterschiede verwischt worden, mögen diese Einziehungen auch aus Mangel an anderen morphologischen Merkmalsabweichungen begründet sein. Wenn z. B. die dunkel-braunen Klippschliefer des Waterbergs unter Streichung der Subspecies „*waterbergensis*" mit den hellen Stücken aus der Windhoeker Gegend in der Subspecies „*windhuki*" zusammengefaßt werden, so wird dadurch der Unterschied verschleiert, der zwischen den Mittelwerten langer Serien beider Fundorte besteht. Für unsere Untersuchungen über die gleichsinnigen Farbabweichungen in bestimmten Fundgebieten, über das Phänomen des „Lokalkolorits", sind aber solche Farbunterschiede durchaus bedeutungsvoll.

Bei einigen südwestafrikanischen Kleinsäugerformen ist keine oder nur eine geringe Tendenz für die Ausbildung farbangepaßter Lokalformen erkennbar. Die meisten von ihnen sind Nachttiere und leben in Gebieten mit dichter Bodenvegetation. Sie sind nicht standorttreu, haben aber keine Wüstenformen ausgebildet. Hierher gehören: *Steatomys, Saccostomus, Rattus (Aethomys) chrysophilus, Lemniscomys* und *Mastomys*. Bei der letzteren herrscht eine auffallende Farb-Variabilität innerhalb der einzelnen Populationen, unabhängig von der Bodenfarbe des Fundorts. Unter den taglebenden Kleinsäugern, die nicht (oder noch nicht) in Anpassungsformen aufspalten, nimmt die grau gefärbte Elefantenspitzmaus *Elephantulus vandami* eine Sonderstellung ein. Im Kaokoveld bewohnt sie die deckungsärmsten semi-ariden Gebiete, und hier die Geröllhügel aus hellem Granit und Pegmatit, so daß sie sich weithin vom Untergrund abhebt, sobald sie sich bewegt. Hügel der gleichen mineralogischen Beschaffenheit und Färbung, durch Zwischenfelder von 100 oder weniger Metern von den Wohngebieten der *vandami*-Tiere entfernt, werden von der gut angepaßten, hellen *Elephantulus intufi*-Rasse „*barlowi*" bewohnt.

Die unterschiedlichen Umgebungs-Trachten der Elefantenspitzmaus

Elephantulus intufi.



Abbiidung 1

Von links nach rechts:

Subspecies:	Untergrund:	Fundort:
Elephantulus intufi canescens	weißes Gabbro-Anorthosit	Epupa-Fälle, Kunene
Elephantulus intufi omahekensis (im Haarwechsel	stark eisenhydroxyd-haltiger roter Sand	Kl. Okaputa
Dieselbe (Haarwechsel beendet)	do	Okamatangara
Elephantulus intufi barlowi	quarzitischer Sandstein	Renosterberg, Kaokoveld
Elephantulus intufi mchugi	heller Muskowit-Granit	westl. Usakos

Als Material für die Untersuchung des Ursachengefüges für die Farbübereinstimmungen von Haarkleid und Untergrund und das Zustandekommen gleichsinniger Farbabweichungen bei Kleinsäugern (selbst) verschiedener Ordnungen kommen in unserer Sammlung folgende drei, in guten Serien vorliegenden Formen in Frage: *Elephantulus intufi* (75 Bälge), (s. Abb. 1), *Rattus (Aethomys) namaquensis* (109 Bälge) und *Petromyscus collinus* (27 Bälge). Die in nachfolgender Tabelle enthaltenen Farbextreme der drei Formen sind im Farbton kaum voneinander zu unterscheiden, nur die dunkle Form von *Elephantulus* ist — der Bodenfarbe des Fangplatzes im Vorland des Omboroko-Gebirges entsprechend — mehr rötlich getönt.

Analogien in der Haarfärbung bestehen bei:

Von West nach Ost:	*Elephantulus intufi*	*Aethomys namaquensis*	*Petromyscus collinus*
extrem helle Form („Usakos-Kolorit")	ssp. *mchugi*	ssp. *namibensis*	ssp. *namibensis*
Übergangsform („Renosterberg-Kolorit")	ssp. *barlowi*	ssp. *longicaudatus*	ssp. *kurzi*
extrem dunkle Form („Omboroko-Kolorit")	ssp. *omahekensis*	ssp. *waterbergensis* (dunkle Phase)	ssp. *shortridgei* (dunkle Phase)

Die Rassen *„waterbergensis"* von *Rattus (Aethomys) namaquensis* und *„shortridgei"* von *Petromyscus collinus* sind die dunkelsten der betreffenden Rassenkreise. Die oben aufgeführten Omboroko-Tiere sind noch dunkler als die dunkelsten Stücke gleicher Rasse von anderen Fundorten.

Möglichkeiten für das Zustandekommen der Farbübereinstimmungen.

Ungerichtete Mutation und Selektion.

Die Vorstellung, daß Farbunterschiede zwischen zwei Inselberg-Populationen der gleichen geographischen Rasse, aber ohne die Möglichkeit, sich sexuell zu mischen, dadurch zustandekommen, daß in jeder isolierten Population anders geartete Mutationen auftreten, macht keine Schwierigkeiten. Die Annahme aber, daß eine nun einsetzende Selektion die in der Farbe bestangepaßten Mutanten dadurch begünstigt, daß sie die weniger gut angepaßten ausmerzt, macht eine genaue Überprüfung der tatsächlich für eine solche Selektion in Frage kommenden Verfolger und ihrer Jagdmethoden, sowie aller übrigen, die quantitative Verbreitung steuernden Faktoren erforderlich. —

Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß ganz allgemein die kryptisch oder somatolytisch gefärbten Säuger einen gewissen selektiven Vorteil haben gegenüber somatisch gefärbten. Bei einigen Groß-Säugern erscheint mir jedoch eine Gleichwertung von „Umgebungstracht" mit „kryptischer Anpassung" nicht den tatsächlichen Gegebenheiten zu entsprechen. Unsere Löwen sind zwar „wüstenfarben", aber weder „prokryptisch" noch „antikryptisch" gefärbt, sie haben weder Feinde zu befürchten noch eine deckende Angriffstracht nötig, ihre natürliche Überlegenheit und der Reichtum an Beutetieren sichert ihnen in jedem Fall ihr Dasein.

Von den insgesamt drei Kleinsäuger-Arten, die in ausreichender Stückzahl in unserer Sammlung vertreten sind, um als Untersuchungsmaterial für das Anpassungsproblem Verwendung finden zu können, sind zwei nachtlebend und eine ist taglebend. Im Heimatgebiet der aufgehellten Namib-Rassen, die mir für eine Klärung des Anpassungsproblems als besonders geeignet erscheinen, kommt als gefiederter Feind für nachtlebende Formen nur die Schleiereule *(Tyto alba)* in Frage, und diese auch nur in den Teilen der Namib, in denen sich Inselberge oder zum mindesten eingesprengte Granit-Kuppen befinden. Als Feind der taglebenden Elefanten-Spitzmäuse wäre der an den gleichen Biotop wie die Schleiereulen gebundene Turmfalke *(Falco tinnunculus)* zu nennen. An Haarraubzeug wurden in den Teilen der Namib, die ein Mindestmaß an Deckungsmöglichkeiten boten, folgende Arten beobachtet: Schabrackenschakal, Silberschakal, Löffelhunde — die sich aber vornehmlich von Insekten ernähren —, sowie vereinzelt Mangusten der Gattung *Herpestes.* Sie alle spielen, rein zahlenmäßig, und im Vergleich zur Zahl der Millionen hier lebender Nager, eine nur untergeordnete Rolle für die Selektion. Anders die relativ häufigen Schlangen, unter ihnen besonders die sog. Hornvipern *(Bitis caudalis).* Ein großer Teil der hier gesammelten Vipern enthielt Reste von Kleinsäugern. Ob aber gerade die Schlangen einen nennenswerten Beitrag für die Selektion in Richtung einer Herauszüchtung von Umgebungstrachten leisten, erscheint zweifelhaft. Sie übersehen auf nächste Entfernung alle Beutetiere, die sich still verhalten, ganz gleich, ob sie eine Schutztracht haben oder nicht. Der alte Erfahrungssatz, daß Bewegung Tarnung entwertet, hat im Zusammenhang mit den Gefahren, die den Namib-Kleinsäugern durch Schlangen drohen, noch erhöhte Bedeutung: nur die Bewegung kann dem Beutetier zum Verhängnis werden, die Färbung ist vollkommen nebensächlich.

Eine schwerwiegende Belastung für die Deutung der „Wüstenfarbigkeit" als kryptische Umgebungstracht ist der bereits erwähnte Umstand, daß alle wüstenfarbenen Gerbillen Nachttiere sind und auch erst bei voller Dunkelheit ihre Baue verlassen. Das gleiche trifft für die felsbewohnende, in zahlreiche „angepaßte" Lokalformen aufspaltende Ratte *Rattus (Aethomys) namaquensis* und für die Felsenmaus *Petromyscus collinus* zu, die beide in der Namib durch extrem helle Formen vertreten sind. Auch gibt es in der Namib in allen Tierklassen Formen, deren

Tracht in starkem Kontrast zur Bodenfarbe steht und die sich trotzdem im Kampf ums Dasein behaupten. Unter den Kleinsäugern sind es die beiden schwarzen bzw. schwarz-braunen Mungo-Arten *Helogale parvula* und *Herpestes nigratus* sowie die dunkel mausgrau gefärbte Elefantenspitzmaus *Elephantulus vandami,* alles drei Tagtiere, unter den Vögeln der schwarz-weiße Bergschmätzer *Oenanthe monticola,* unter den Echsen die pechschwarze *Mabuia nigra,* unter den Insekten die in der Mehrzahl schwarzen Tenebrioniden. Sie alle gleichen den Mangel an Farbanpassung durch „angepaßtes Verhalten" aus: Die schwarzen Mungos jagen im Schatten von Gesteinsriffen und Felsblöcken, ihre gelb-rot gefärbten, den gleichen Biotop bewohnenden Vettern, *Herpestes sanguineus,* in der prallen Sonne; die schwarze Tenebrionide *Physosterna lobola* steckt bei „Gefahr im Verzug" den ungeschützten Kopf in den Sand, so daß nur der durch eine harte Chitin-Hülle geschützte Rumpf zunächst für einen Angriff offen liegt. Die schwarze Mabuje *M. nigra,* die an der Atlantikküste in Lüderitzbucht auf hellem Kalksandstein lebt und von vielen Feinden umgeben ist (Schmarotzer-Raubmöven, Schildraben usw.), jagt stets in der Nähe von Klippenspalten, die ihr Zufluchtsmöglichkeiten bieten. Nur das Feindschema „lange Pinzette" ist ihnen vorerst noch unbekannt, sie lassen sich mit ihr mühelos und viel leichter als die übrigen dort heimischen Echsen in ihren Verstecken ergreifen und hervorholen. Bloß bei der Elefantenspitzmaus *Elephantulus vandami,* die in gleichem Biotop und auf dem gleichen hellen Untergrund lebt wie die gut angepaßte *„barlowi"*-Rasse von *Elephantulus intufi,* waren keinerlei kompensierende Verhaltensweisen herauszufinden; den Kampf ums Dasein meistern sie dennoch.

Mir will scheinen, daß ein weit wichtigerer Ansatzpunkt für die „natürliche Auslese" bei einem den ökologischen Verhältnissen Rechnung tragenden Verhalten und einer diesen Verhältnissen angepaßten Konstitution liegt als bei der Schutzfärbung. Erhöhte Sinnesschärfe für ein zeitiges und richtiges Ansprechen von Feinden, Ausnutzen auch der minimalsten Möglichkeiten, sich gegen Sicht zu decken, regungsloses Verhalten bei der Annäherung von Feinden auf der einen Seite, und körperliche Resistenz gegen die Auswirkungen von Notzeiten auf die Nahrungsdecke, z. B. durch die Anlage von Körperreserven, so wie es unsere sukkulenten Namibpflanzen in ihren Stämmen oder Blättern und die Echsen *Pachydactylus rugosus* und *Riopa sundevalli* in ihren verdickten Schwänzen tun, auf der anderen Seite, dies alles will mir weit wichtiger für den Kampf ums Dasein der Wüstentiere erscheinen als der Trachtenschutz.

Der Anteil, den die Vertilgung durch beutemachende Feinde an der gesamten Bestandsdezimierung bei unseren Kleinsäugern hat, darf nicht überschätzt werden, die quantitative Steuerung der Bestände erfolgt in erster Linie durch periodisch, wenn auch in unregelmäßigen Zeitabständen wiederkehrende Dürreperio-

den und durch Abgänge infolge Massensterbens im Anschluß an übernormale Bestandsverdichtungen.

1.) Die Dürre-Katastrophen.

Trockenperioden, wie wir sie z. B. in den Jahren 1930—33 hatten, fallen etwa 80% der gesamten Säugetierwelt zum Opfer, ohne Rücksicht darauf, ob sie kryptisch gekleidet sind oder nicht. Die Steppe glich damals einer Scheunentenne, die kleinen Nager waren so selten geworden, daß Schakale und Wildkatzen auf der Suche nach Nahrung an die Farmhäuser kamen. Die sehr wasserabhängigen Kudu-Antilopen versuchten des nachts die Gartenzäune, hinter denen sie Wasser vermuteten bzw. witterten, zu überfallen und blieben zu Dutzenden in ihnen hängen, da sie schon zu weit entkräftet waren. Man konnte mitten am Tage Erdferkel, sonst heimliche Nachttiere, im Felde bei dem hoffnungslosen Versuch überraschen, die zu Zement erhärteten Termitenhaufen aufzubrechen, um sich die einzige Nahrung zu holen, die aufzunehmen sie mit ihrem hochspezialisierten Zungen- und Gebiß-Mechanismus fähig sind, nämlich Termiten. Die Vögel waren besser dran, sie konnten in Gebiete ausweichen, die von der Katastrophe verschont geblieben waren — mit Ausnahme der Strauße, die zu Tausenden der Dürre zum Opfer fielen. Reptilien und Amphibien waren praktisch verschwunden.

2.) Das periodisch auftretende Massensterben.

Die Hauptursache für die als Folge übernormaler Bestandsverdichtungen auftretenden Populationszusammenbrüche scheint in Südwestafrika das epidemische Auftreten von Seuchen zu sein. Für die Gattung *Tatera* ist dies nachgewiesen. In einer Publikation des Department of Agriculture and Forestry in Pretoria (Südafrika) (1) heißt es: "Gerbilles (worunter der Verfasser nur die Gattung *Tatera* meint) were shown to be the reservoir of plague in South Africa ... One of the diseases that effect gerbilles, when the populations become very large, is plague (Beulenpest). There are others that are known, and it can be safely predicted that when gerbilles reach a peak in numbers, disease will break out in due course and the gerbilles will vanish from the lands". (Die Übertragung der Beulenpest von Tier auf Tier und von Tier auf Mensch erfolgt durch Ecto-Parasiten, vornehmlich durch den „Pestfloh" *(Xenopsylla brasiliensis))*. — A. Roberts (13) machte im Anschluß an das gute Regenjahr 1934 die gleichen Beobachtungen in S.W.A., ein überdurchschnittliches Anwachsen der Kleinsäuger-Populationen, gefolgt von einem Massensterben infolge Auftretens von Epidemien. "I witnessed this in 1937, three years after the flood in S.W.A., where the burrows of various species of rodents bore testimony of the previous great numbers of rodents, which had been practically wiped out by an epizootic or bubonic plague". —

Übervölkerte Nager-Populationen, aus denen ich Sammelstücke herausfing, hatten in vielen Fällen an der Innenseite der Hinterbeine, der Fußsohle und am Hals furunkel-ähnliche Verdickungen, in denen die Larven der Schmarotzerfliege *Cordylobia anthropophaga* ihr erstes Larvenstadium durchmachten. Die erwachsene Fliege lebt unparasitisch, sie legt ihre Eier in den Sand, erst die jungen Larven bohren sich in die Haut von Nagern, im zweiten Stadium in die Haut von Mensch oder Hund. An dieser unter dem Namen „Myasis" bekannten Erkrankung gehen sehr viel Nagetiere zu Grunde (F. Zumpt, 18). — Überstarke Vermehrung bis zum Auftreten von Plagen und darauf folgendem Massensterben reguliert auch die Bestände der Streifenmäuse *(Rhabdomys pumilio)*, unserer häufigsten Tagmaus, sowie der Kurzschwanz-Ratte *(Mastomys natalensis)*, einem nachtlebenden weit verbreiteten kleinen Nager mit einer erstaunlich hohen Wurfziffer (bis zu 14 juv.). Bei diesen beiden Nagern wurden keinerlei Anzeichen für epidemische Erkrankungen beobachtet, ich möchte daher annehmen, daß nicht Epidemien bei ihnen den Grund für das schlagartig einsetzende Massensterben abgeben. sondern der sog. „hypoglykämische Schock" als Folge einer überstarken Senkung des Blutzuckerspiegels (Fr. Frank, 4). Im Anschluß an gute Regenjahre führt ein ungewöhnlicher Nahrungsüberschuß zu einer übernormalen Verdichtung der Populationen, aber schon jede normal verlaufende „kalte Zeit" (Trockenzeit) zwingt durch das natürliche Absterben der Bodenvegetation zu Revierverkleinerungen. Steigt der Bevölkerungsdruck über ein bestimmtes Schwellenniveau an, so tritt der „Gedrängefaktor" in Erscheinung und verursacht innerphysiologische Störungen, die schließlich den Zusammenbruch der infolge Nahrungsverknappung geschwächten Populationen herbeiführen.

Es steht außer Zweifel, daß sowohl die periodisch wiederkehrenden Dürreperioden wie das periodische Auftreten von Epidemien und von Populationszusammenbrüchen infolge hypoglykämischen Schocks einer Auslese in Richtung auf Farbanpassung insofern entgegenarbeiten, als alle positiven Anpassungsmutationen, noch bevor sie sich durchsetzen konnten, mit in den Strudel des Massensterbens hineingezogen werden. Nur die vitalsten Stämme werden überleben, ohne Rücksicht auf den selektiven Wert ihres Haarkleides. Rein zahlenmäßig sind die Bestandsdezimierungen durch Feinde verschwindend gering gegenüber den oben erwähnten Massendezimierungen, und von den Feinden kommt wiederum nur ein geringer Prozentsatz für die Auslese, die Ausmerzung der weniger gut angepaßten Mutanten in Frage. Jede im Kampf ums Dasein nützliche Mutation muß, will sie sich behaupten, zunächst einmal bei einer hinreichenden Anzahl bevorteilter Individuen in Erscheinung treten. Dies scheint mir aus den oben angeführten Gründen auch dann nicht möglich, wenn man für die Evolution der „Farbrassen" einen Zeitraum von Tausenden von Jahren ansetzt.

Alle Versuche, sich auf dem Umweg über das Experiment Klarheit über den Einfluß der Selektion auf die Herauszüchtung von Verbergetrachten zu verschaffen, sind von den Schwierigkeiten belastet, die natürlichen Instinkthandlungen des angreifenden Feindes und die triebmäßigen Abwehrreaktionen des Beutetieres bei Gefangenschaftstieren, also unter unnatürlichen Umweltsbedingungen, in normaler Weise zum Ablauf zu bringen. Zweifellos spielt z. B. die Selektion durch Eulen bei der Dezimierung der Wüstenkleinsäuger eine, wenn auch in ihrem Wert für die Herauszüchtung der Tarntrachten zweifelhafte Rolle. Wenn aber eine gekäfigte Eule eine tote, dunkel gefärbte Maus, die auf hellen Untergrund gelegt wurde, schneller und früher aufnimmt als eine daneben liegende hell gefärbte, so beweist das nicht mehr als die sich alljährlich wiederholende Beobachtung an Kindern, daß schlecht versteckte Ostereier leichter gefunden werden als gut versteckte. Nur für Untersuchungen zur Feststellung der untersten Schwelle des Dämmerungssehens bei Eulen sind die Ergebnisse solcher Versuche von Interesse. Ein normaler Ablauf der Instinkthandlungen hungriger Eulen ist m. E. nur durch lebende Mäuse als Beutetiere auslösbar. Zu dem das Schlagen von Beutetieren auslösenden Schema gehören vermutlich auch Wahrnehmungen mittels des Gehörsinns.

Wir wissen auch von Auswirkungen des Wüstenklimas auf die Pigmentsteuerung, die mit „kryptischer" Anpassung nichts zu tun haben, wohl aber für den Kampf ums Dasein Vorteile schaffen. R. Mertens (10) wies nach, daß die namib-bewohnenden Eidechsen *Eremias namaquensis, E. lineo- ocellata* und *E. undata* Einlagerungen von schwarzem Pigment in den Augenlidern bzw. an den Rändern der durchsichtigen Fenster des unteren Augenlides haben zur Abschirmung der übergroßen Lichtfülle, wie sie für die Namib-Wüste charakteristisch ist. Theoretisch lassen sich diese umweltbedingten (von der Umwelt geprägten?) Schutzvorrichtungen mit dem Auftreten richtungsloser Mutationen und nachfolgender Selektion der Tiere mit unpigmentierten Augenlidern erklären. Aber auch die weit größere Anzahl von Namib-Reptilien der Gattungen *Mabuia, Agama, Meroles, Gerrhosaurus* usw. erfreuen sich ohne diesen Pigmentschutz allerbesten Wohlbefindens. Es muß noch andere Möglichkeiten geben, die Entstehung solcher Anpassungsmerkmale zu erklären, als den der Zuchtwahlhypothese.

Die subjektive Selektion (aktive Anpassung an den Lebensraum).

Der Beitrag, den das Tier selbst für ein Aufgehen in seiner Umgebung beisteuert, wird im allgemeinen unterschätzt. Es handelt sich hierbei sowohl um die aktive Herbeiführung von Farbübereinstimmungen zwischen der eigenen Färbung und derjenigen des Untergrundes wie um ein mehr oder weniger gut der Umwelt angepaßtes zweckmäßiges Verhalten. Die Begabung der einzelnen Tierarten, sich in vorhandene Umweltsgegebenheiten einzupassen bzw. sich auf neu auftretende umzustellen,

ist unterschiedlich und von dem jeweiligen Reaktionsvermögen auf Umweltreize abhängig. Tiere, die bevorzugt befähigt sind, in ihrer Umwelt aufgenommene Sinneseindrücke in psychische Regungen, in Lust- und Unlustgefühle umzusetzen, genießen einen Selektionsvorteil gegenüber den weniger bevorzugten Arten, wenn auch für diese letzteren häufig andere Möglichkeiten bestehen mögen, diesen Nachteil auszugleichen.

Die südwestafrikanische Tierwelt ist reich an Beispielen für eine hoch entwickelte Fähigkeit, Umgebungsreize in ein der Arterhaltung dienliches Verhalten zu verarbeiten. Einige Beispiele mögen dies illustrieren.

In der Namib-Wüste leben vier verschiedene Tag-Geckos der Gattung *Rhoptropus*. Sie gehören vier verschiedenen Arten an, sind unterschiedlich gefärbt und suchen aktiv den jeweils mit ihrer Körperfarbe am weitgehendsten übereinstimmenden Untergrund auf. Mertens (10) schreibt über sein Zusammentreffen mit ihnen in Südwestafrika folgendes: „Sehr eindrucksvoll war meine erste Begegnung mit dem Gecko *Rhoptropus bradfieldi*, den ich in nahezu einfarbig kohlschwarzen Stücken auf den schwarzen Diabas-Klippen der Namib antraf, während die kaum 1 Meter davon entfernt auf hellem kiesigen Boden lebenden Geckos hellgrau waren und zu *Rhoptropus „afer"* (der hellsten der vier *Rhoptropus*-Arten) gehörten." In der Tsissab-Schlucht im Brandberg (Namib) sammelten wir auf einer von Prof. Mertens geleiteten Expedition drei der vier für Südwest bekannten *Rhoptropus*-Arten in nächster Nachbarschaft, aber jede Art auf einem anderen Gestein, das sie sofort wieder aufsuchten, wenn sie mit Gewalt davon vertrieben worden waren: den schieferfarbigen, rot gefleckten *Rh. boultoni* auf dunklen, rot getönten Granitblöcken, den hellgrauen *Rh. barnardi* auf graubraunem Sandsteingeröll und den hier dunkel sepia-braunen *Rh. bradfieldi* auf schwarz-braunem Diabas. Die in der gleichen Bergschlucht ebenfalls häufigen Felsen-Agamen *(Agama planiceps)* legten ein beredtes Zeugnis ab für O. Heinroths klassischen Ausspruch „es geht auch anders". Sie lassen jegliche Spur von Anpassung an den Untergrund vermissen. Sie sind so bunt gefärbt, daß für sie überhaupt keine Möglichkeiten bestehen, sich aktiv der Färbung des Untergrundes anzupassen. Sie gleichen diesen Nachteil durch erhöhte Wachsamkeit und erhöhte Fluchtbereitschaft aus.

Der Reichtum der südwestafrikanischen Vogelwelt an Beispielen für eine subjektive Selektion seitens des Tieres zwecks Erreichung eines Höchstmaßes an Umgebungsschutz ist ebenfalls groß. Viele unserer Lerchen „wissen, wie sie aussehen", mit anderen Worten, sie empfinden ein Unlustgefühl gegenüber kontrastgefärbten, ein Lustgefühl gegenüber gleichgefärbtem Boden. G. Niethammer (11) hat sich während seines Aufenthalts in Südwestafrika eingehend dem Studium der Frage gewidmet, wie weit die Farbkorrelationen von Gefieder und Untergrund mit dem geographischen Verbreitungsgebiet der betr. Lerchenrassen übereinstimmen und wie sich die Vögel der Grenzgebiete zweier Areale mit unterschiedlicher Bodenfärbung verhalten. Er konnte feststellen, daß selbst eng umgrenzte Farb-Areale von Populationen mit farbgleichem Gefieder bewohnt und daß die Grenzen zwischen zwei Arealen mit verschiedener Bodenfarbe von

jeder der beiderseitig lebenden Formen streng respektiert werden. An mehreren Stellen durchgeführte Versuche, die rot gefärbten Lerchen *Mirafra africanoides* und *Mirafra fasciolata* auf hellen Kalkboden, und umgekehrt die hellen *Spizocorys starki* von einer eingesprengten Kalkpfanne hinweg auf den benachbarten roten Sand zu treiben, mißlangen.

Die Erzielung von Farbübereinstimmungen zwischen dem wählenden Tier und dem Untergrund setzt voraus, daß das auswählende Tier nicht nur die Farbe des Bodens, sondern auch seine eigene Farbe „kennt". Wenn Vögel — wie G. Kramer nachwies — ein instinktives Zeitgefühl besitzen, das ihnen bei gleichzeitiger Berücksichtigung des jeweiligen Standes der Sonne die Fernorientierung ermöglicht, so fällt die Annahme nicht schwer, daß sie auch ein instinktives Farbgefühl besitzen, das sie bei der Auswahl des Untergrundes leitet. — E. Stresemann (14) nimmt an, daß die Entscheidung bei der Auswahl des Untergrundes „primär nicht durch die Färbung des Bodens, sondern durch dessen vom Tastsinn wahrgenommene mechanische Qualitäten" bestimmt würde. Er ist der Ansicht, daß das angeborene Schema der fraglichen Vögel „nur noch auf diesen und keinen andersfarbigen Boden anspricht, infolge einer durch Selektion bewirkten Einengung des Schemas, mit der die ebenfalls durch Selektion herbeigeführte Farbanpassung des Gefieders an den Biotop einherging". Ich glaube nicht, daß ein solch komplizierter, von der Auslese gesteuerter Mechanismus das Rätsel der aktiven Anpassung lösen kann.

Noch häufiger als die aktive Auswahl eines in der Farbe übereinstimmenden Untergrundes sind eine Reihe anderer Verhaltensweisen, die nur dem Zweck dienen, sich der Umwelt bestmöglichst anzupassen. Der Ziegenmelker schließt nicht nur seine Augenlider bis auf einen schmalen Spalt, „um den Schutzeffekt seines rindenfarbigen Federkleides zu steigern", er versucht auch, wenn aufgescheucht, durch geschickte Auswahl des Landeplatzes in seiner Umgebung unterzutauchen. Die Namib-Lerche *Ammomanes grayi* erhöht die Schutzwirkung ihres Tarnkleides durch flaches Niederdrücken auf den Boden, so daß das Weiß des unterseitigen Gefieders und das Schwarz des Körperschattens nicht mehr sichtbar sind. Die unterschiedlichen Verhaltensweisen der beiden Mungo-Arten *Herpestes sanguineus* und *Herpestes nigratus* seien noch einmal in diesem Zusammenhang erwähnt: erstere ist rötlich-gelb gefärbt, sie jagt mit Vorliebe in offenem Feld. Die schwarz-braune *„nigratus"* dagegen streift auf der Jagd die Schattenseiten der Felsblöcke und Gesteinsriffe ab und kommt nur selten ans „Licht". Beide Arten kommen nebeneinander im gleichen Biotop vor.

Alle diese Handlungsweisen, einschließlich des Triebes, der unsere Lerchen bei der Auswahl eines farbgleichen Untergrundes leitet, machen nach meinem Dafürhalten das B e s t e h e n e i n e s U r t r i e b e s , s i c h d e r U m w e l t a n z u p a s s e n , wahrscheinlich. Es ist denkmöglich, daß im Falle der Nichtbefriedigung dieses Triebes Unlustgefühle und somit psychische Regungen ausgelöst werden, die sich in einer der Farbanpassung dienlichen Form auswirken. Wie das im einzelnen möglich sein könnte, soll nachfolgend erörtert werden.

Prägung durch Umwelteinflüsse.

Folgende Möglichkeiten sind denkbar:

1. Angriff der Umwelt auf das Keimplasma
   a) durch Auslösung gerichteter Mutationen,
   b) durch Ausnützung der Plastizität des Keimplasmas.
2. Angriff der Umwelt auf die Sinnesorgane und das Nervensystem: Pigmentsteuerung in den Farbstoffzellen des heranwachsenden Haar- bzw. Federkleides, dem physiologischen Farbwechsel der Reptilien vergleichbar.

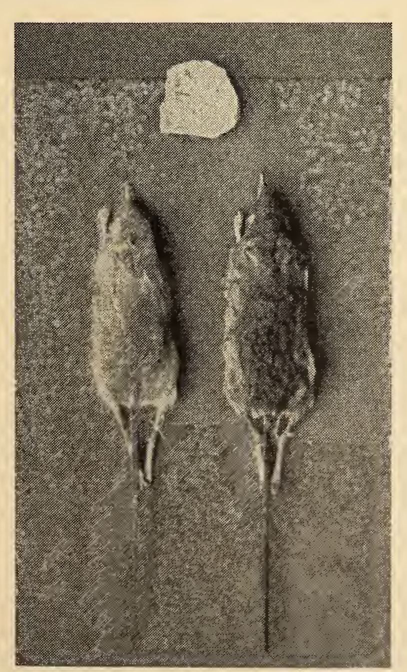
Zu 1. Angriff der Umwelt auf das Keimplasma.

Die Bedeutung der Selektion als Filter für die Gesunderhaltung der Wüstentiere durch Ausmerzung lebensschwacher Stücke und pathologischer Mutanten steht außer Zweifel. Ebenso wird sie eine Rolle spielen bei der Erhaltung des Zustandes des Angepaßtseins. Für die Anpassung als Vorgang, für das Zustandekommen der Farbübereinstimmungen von Haarfarbe und Untergrund bei wüstenlebenden Kleinsäugern, für das Phänomen des „Lokal-Kolorits", für das Problem der Analogien in der Reaktion auf bestimmte Standorts- und klimatische Bedingungen, hierfür gibt uns die Selektionstheorie keine ausreichende Erklärung. Es muß noch andere Möglichkeiten geben, die Probleme des Parallelismus im Phaenotyp der Wüstenbewohner zu deuten als die einer Heranzüchtung „kryptischer" Formen durch natürliche Auslese. Die Vielzahl sich ähnelnder Anpassungsformen quer durch die Familien, Ordnungen und Klassen des Tierreichs haben m. E. als gemeinsame Wurzel ein gleichsinniges Reagieren des Keimplasmas auf eine gleiche Umwelt. Gleiche Reizquellen schaffen gleiche Reaktionen, gleiche Reaktionen konvergente Formen. Nur so war z. B. eine Ausnutzung der Namib-Wüste als Lebensraum möglich.

Durch eine Reihe von Experimenten der letzten Jahre ist die Möglichkeit erwiesen, durch Einwirkungen von außen (Chemikalien, Bestrahlungen, Temperaturschock) erbliche Mutationen auszulösen bzw. die Mutationsrate zu steigern. Es konnte aber in keinem Fall der Nachweis für eine experimentell auslösbare Erbänderung in Richtung auf eine Verbesserung des Trachtenschutzes erbracht werden. Wir wissen nur so viel, daß neben „zufällig" auftretenden Mutationen auch solche denkmöglich sind, die durch irgendwelche Umwelteinflüsse ausgelöst werden. — Nach W. Zimmermann (17) liegen ganz allgemein die Anpassungsmutationen im Bereich der leicht sichtbaren Änderungen unter 1%. Die Zahl der Kleinmutationen, die als erste Stationen auf dem Wege zu einer Verbesserung der Anpassung gewertet werden könnten, wird höher liegen. Aber selbst wenn sie durch Umwelteinflüsse ausgelöst wurden, so gaben diese (nach bisheriger Erkenntnis) nur einen richtungslosen Anstoß zur Umgestaltung der genetischen Struktur des Keimplasmas.

Es besteht noch eine weitere Denkmöglichkeit für die Auswirkung von Umwelteinflüssen auf das Keimplasma. In den westlichen Dürregebieten leben unter den gleichen ökologischen Bedingungen gut angepaßte Formen neben solchen, die überhaupt keine Tendenz zur Anpassung erkennen lassen. Es ist denkbar, daß die Unterschiede in der Fähigkeit, auf Umweltreize zu reagieren, sich auf eine unterschiedliche Plastizität des Keimplasmas gründen, daß also nicht Erbänderungen für die Ausbildung von Umgebungstrachten notwendig sind, sondern nur ein „Zum-Zuge-Kommen" eines für eine bestimmte Umwelt bereitstehenden Gens bzw. Gen-Komplexes. Daß zwei so unterschiedlich gefärbte Arten der gleichen Gattung wie die auf Abb. 2 wiedergegebenen *Elephantulus*-Arten unter völlig gleichen ökologischen Bedingungen und im gleichen Biotop leben, fände somit seine Erklärung in der unterschiedlichen Plastizität des Keimplasmas der beiden Arten. Die häufigen Fälle von Konvergenzen genetisch nicht verwandter Formen ein und derselben Species mit großem Verbreitungsareal, wie wir sie für die *Peromyscus*-Rassen R. Dices, die *Galerida*-Rassen G. Niethammers und die *Aethomys*- und *Petromyscus*-Rassen in Südwestafrika aufzeigten, wären dann nicht als Koordinierungen der Farbmerkmale von Haar- bzw. Federkleid und Untergrund durch ein gleiches Wechselspiel von Mutation und Selektion zu werten, sondern als Analogien in der Plastizität des Keimplasmas.

Abb. 2: Färbungsunterschiede der beiden Elefantenspitzmäuse *Elephantulus intufi* und *Elephantulus vandami* des gleichen Fundorts.



Von links nach rechts:

Elephantulus intufi barlowi,
Elephantulus vandami vandami

Gestein:
heller Granit

Fundort:
Welwitschia, Kaokoveld

Unter den Umweltbedingungen, die sich auf das Keimplasma auswirken können, nimmt das Klima die erste Stelle ein.

Einflüsse des Klimas (Tabelle S. 76 und 77).

Die Unterschiede, die zwischen den einzelnen Fundorten bezüglich absoluter Niederschlagshöhe, relativer Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Höhenlage über dem Meeresspiegel und Entfernung von der Küste, also vom kalten Benguellastrom, bestehen, sind aus der Tabelle ersichtlich. Eine Periodizität der für die Bestandsschwankungen der Kleinsäuger am meisten verantwortlichen Wechsel zwischen guten und schlechten Regenjahren, zwischen mehrjährigen Dürreperioden und einer mehrjährigen Folge „guter" Regenjahre, ist nicht erkennbar. Nur konnte nachgewiesen werden, daß ein etwa elfjähriger Sonnenflecken-Zyklus nicht ohne Einfluß auf das Wettergeschehen ist (Dr. Skoberla, Wetterstation Windhoek, mündlich).

Die Gloger'sche Klimaregel, die besagt, daß die in wärmeren und feuchteren Gebieten beheimateten Rassen eine stärkere Pigmentierung der Haut aufweisen als die Rassen kühlerer und trockenerer Gebiet, daß also letztere heller sind als erstere, trifft im großen ganzen auf die Farbunterschiede der südwestafrikanischen Kleinsäuger-Rassen zu. Der regenarme Westen beherbergt hellere Formen als der regenreichere Osten. (Die Quelle der Niederschläge in Südwestafrika ist der Indische Ozean im Osten, nicht der viel näher gelegene Atlantische Ozean im Westen. Der Grund hierfür ist der, daß der längs der südwestafrikanischen Atlantik-Küste nordwärts streichende kalte Benguella-Strom „die warme, feuchte Luft des Atlantischen Ozeans von Südwestafrika absperrt und sie vor Erreichung der Küste zur Abgabe ihrer überschüssigen Feuchtigkeit zwingt" [P. Heidke, 5.]). Aber nicht nur die Kleinsäuger zeigen eine Aufhellung von Ost nach West, sondern auch das Gestein, auf dem sie leben. Diese Gesteinsaufhellung ist darin begründet, daß der durch chemische Verwitterung erzeugten Patina eine nach Westen zu sich steigernde mechanische Verwitterung entgegenwirkt, teils diese zerstört, teils abwandelt, teils die Ausbildung einer solchen Patina ganz verhindert (Dr. Martin, mündlich). Ein solcher indirekter Zusammenhang zwischen der Niederschlagshöhe und dem Grad der Haarpigmentierung besteht auch durch die im allgemeinen dunklere Färbung des Mutterbodens im Osten. Zwar ist auch hier das Vorkommen humushaltigen Bodens auf einige wenige Trockenfluß-Betten und -Pfannen beschränkt, aber das Landschaftsbild im ganzen genommen hat dunklere Farbtöne, teils infolge des Vorherrschens einer dunkel getönten Sanddecke, deren rötliche Färbung mit dem Gehalt an Eisenhydroxyd wechselt, teils durch erhöhte Schattenwirkung infolge dichterer Vegetation.

Es gibt aber auch Argumente, die gegen einen nur indirekten Zusammenhang zwischen Niederschlagshöhe und Haarfarbe sprechen. So geht z. B. die Farbanpassung der Kleinsäuger im niederschlagsreichen Omboroko-Bezirk weit über das Maß einer Farbübereinstimmung mit dem Untergrund

hinaus, es leben dort fast schwarze Formen auf rotem Sandstein. Auch ist zu bedenken, daß die ausschließlich baumbewohnende Ratte *Rattus paedulcus* ebenfalls im regenarmen Westen eine hellere Rasse *(„damarensis")* ausgebildet hat. Die Farbe des „Untergrundes", auf dem sie lebt, die Rinde der Akazienbäume, ist in Ost und West die gleiche. Auch in der Vogelwelt gibt es einige Beispiele dafür, daß eine Aufhellung im regenarmen Westen nicht auf bodenlebende Formen beschränkt ist. So hat z. B. der Würger *(Lanius collaris)* ebenfalls eine helle Wüstenrasse *(aridicolus)* ausgebildet. Und endlich ist in diesem Zusammenhang von Bedeutung, daß in unmittelbarer Nähe der Atlantik-Küste, also im regenärmsten Gebiet des Landes mit dem am stärksten aufgehellten Untergrund, wieder dunklere (rötere) Formen auftreten *(Gerbillus g. swakopensis, Rattus [Aethomys] n. namaquensis).* Es ist anzunehmen, daß die hohe relative Luftfeuchte im Küstengebiet hier bestimmend ist. Denn je mehr wir uns, vom Inland kommend, der Küste nähern, um so größer ist der prozentuale Anteil des Nebels an der Gesamtniederschlagsmenge, er erreicht in Swakopmund mit rund 50 mm Jahresmenge fast das Dreifache der dort niedergehenden Regenmenge. Die relative Luftfeuchte beträgt hier in den Mittagsstunden immer noch 79% (gegenüber 25% in Windhoek), nimmt aber mit zunehmender Entfernung von der Küste sehr rasch ab. Nach Messungen, die Walter (15) durchführte, betrug sie bei 1 km Entfernung von der Küste 67%, bei 40 km Entfernung nur noch 29%. (Die Namib-Fundorte der hellen Rassen von *Rattus [Aethomys] namaquensis, Petromyscus collinus und Elephantulus intufi* liegen 100 km von der Küste entfernt, also weit außerhalb der eigentlichen Nebelzone.)

T e m p e r a t u r unterschiede bestehen in doppelter Hinsicht. Zunächst einmal sind die täglichen Temperaturschwankungen sowie die jahreszeitlichen Temperaturunterschiede im Osten größer als im Westen. Unabhängig davon bestehen noch größere Unterschiede bezüglich des Mikro-Klimas für tag- und nachtlebende Formen. Die in Erdbauen lebenden Nachtnager sind weder tagsüber in, noch des Nachts außerhalb ihrer Baue annähernd so hohen Temperaturgraden ausgesetzt wie die taglebenden Formen, die in den bodennahen, die „offiziellen" Wetterwarten-Temperaturen noch weit übersteigenden Wärmegraden ihren Lebenskampf bestehen müssen. Auswirkungen dieser Unterschiede auf die Haarfärbung sind nicht erkennbar. — In der tabellarischen Zusammenstellung der Temperaturen kommt ferner nicht die Tatsache zum Ausdruck, daß im vegetationsarmen Westen und Süden die Tierwelt weit mehr der direkten Sonnenbestrahlung und der Rückstrahlung eines auf 65^0 und mehr erwärmten Bodens ausgesetzt ist als im vegetationsreicheren Osten, wo sie weit häufiger in den „Genuß" der ja im Schatten gemessenen Tabellen-Temperaturen (von „nur" 40^0) kommt.

Es ist jedoch ganz offensichtlich, daß die Gloger'sche Klimaregel nur solange Gültigkeit hat, wie sich nicht Situationen ergeben, die zu einer Aufhebung des Trachtenschutzes führen würden. So finden wir — wie ich an anderer Stelle (7) bereits ausführte — die jeweils hellsten Rassen der Ler-

Zur Ökologie der Fundorte.

Die in nachstehender Tabelle enthaltenen Angaben über die mineralogische Beschaffenheit des Untergrundes verdanke ich den Analysen der Herren Prof. Dr. F. Frechen, Mineralogisches Institut der Universität Bonn, Dr. H. Abel, Übersee-Museum Bremen und Dr. H. Martin, Regierungsgeologe in Windhoek, die meteorologischen Daten Herrn Dr. M. Skoberla, Leiter der Wetterbeobachtungsstation in Windhoek.

Fundort:	Höhe überm Meere	Regenmenge	Luftfeuchte $8^h/14^h$	Durchschnitts-Jahrestemperat.	Max.	Min.	Untergrund	Entfernung von der Küste
1. Dunkle Rassen des Damaralandes und des Kaokoveldes								
Omboroko-Gebirge	1900 m	450 mm	54/28%	20.2 C	37.5	-6.1	roter Sandstein	310 km
Otjosongombe (Waterberg)	1475 m	530 mm	65/35%	21.0 C	38.0	-3.0	roter Sandstein	385 km
Okamatangara	1550 m	459 mm	—	—	—	—	roter Sand, stark eisenhaltig	465 km
Hamakari	1400 m	435 mm	—	—	—	—	" " " "	375 km
Kl. Okaputa	1457 m	420 mm	—	—	—	—	" " " "	370 km
Friedrichswald	1550 m	380 mm	65/35%	20.1 C	42.6	-5.6	Biotit-Glimmerschiefer	315 km
Ombutoso-Gebirge	1800 m	400 mm	—	—	—	—	Diabas	240 km
2. Mittel-helle Rassen des Damaralandes und des Kaokoveldes								
Otjiwarongo	1455 m	442 mm	54/28%	20.2 C	37.5	-6.1	Biotit-Granit	310 km
Ozondjache/Peak	1650 m	480 mm	—	—	—	—	1. Marmor 2. Kalk-Silikat-Fels	350 km
Okahandja	1337 m	372 mm	65/35%	20.1 C	42.6	-5.6	Pegmatit u. Glimmerschiefer	260 km
Eckenberg	1550 m	412 mm	—	—	—	—	rotgelber Sand	250 km
Omaruru/Ondongantje	1210 m	281 mm	—	—	—	—	Gneis-Granit	225 km
Erongo-Plateau	2000 m	200 mm	—	—	—	—	heller Granit	165 km
Otjitambi/Stinie	1198 m	336 mm	—	—	—	—	hellroter Granit	220 km
Onguati (Kaokoveld)	1050 m	282 mm	—	—	—	—	hellroter Sand	175 km
Welwitschia (K.-V.)	540 m	80 mm	—	—	—	—	hellroter Granit	140 km
Renosterberg (K.-V.)	1150 m	274 mm	—	—	—	—	Quarzitischer Sandstein	155 km

3. Helle Rassen des Damaralandes und des Kaokoveldes								
Usakos (östl. Namib)	873 m	156 mm	—	—	—	—	heller Muskowit-Granit	135 km
Uis (mittl. Namib)	875 m	93 mm	—	—	—	—	heller Verwitterungsschutt	100 km
Goanikontes (westl. Namib)	237 m	34 mm	—	—	—	—	Kalk-Sandstein	50 km
Swakopmund (Küste)	12 m	18 mm	90/79%	15.4 C	41.1	- 0.8	rötlicher Dünensand	1 km
Sesfontein (Kaokoveld)	577 m	95 mm	—	—	—	—	roter Dolomit	90 km
Epupa-Fälle (Kunene)	900 m	ca 200 mm	—	—	—	—	fast weisses Gabbro-Anorthosit	155 km
4. Rassen des Namalandes und der Kalahari								
Karras-Berge	1500 m	195 mm	—	—	—	—	Quarzit, teils überlagert von dunklem Schiefer u. Dolomit	315 km
Keetmanshoop	1004 m	133 mm	49/22%	20.8 C	42.2	- 3.5	Gefrittete Tone	300 km
Tschaunaup	900 m	132 mm	—	—	—	—	gelblicher Sand	255 km
Sandverhaar	911 m	81 mm	—	—	—	—	mischfarbener Dolomit	230 km
Aus (Namib-Grenze)	1445 m	93 mm	47/28%	17.5 C	35.0	- 1.5	helles Urgestein	110 km
Lüderitzbucht	23 m	15 mm	84/73%	16.5 C	40.0	- 0.0	heller Kalksandstein und heller Flugsand	1 km
Tiras-Berge	1500 m	164 mm	—	—	—	—	rötl. Quarzit und dunkles magmatisches Gestein	165 km
Tsaris-Berge	1500 m	181 mm	—	—	—	—	wie oben	155 km
Kriess/Hanaus	1059 m	174 mm	49/21%	20.5 C	38.0	- 4.5	rötliche Sandsteine u. Schiefertone	310 km
Vogelweide	1350 m	222 mm	—	—	—	—	roter Kalahari-Sand	430 km
Alice	1500 m	340 mm	60/32%	19.5 C	40.5	- 9.6	blaß-roter Kalaharisand	390 km

chen *Mirafra sabota*, *M. africanoides* und *M. africana* auf dem hell-kalkgrauen Untergrund des Etoscha-Gebiets vereint, obgleich dieses zum niederschlagsreichsten Teil unseres Landes gehört, und obgleich die Nachbargebiete mit gleicher Regenhöhe, aber dunklerem Untergrund von dunklen Rassen der gleichen Arten bewohnt werden. Meinertzhagen (9) machte ähnliche Feststellungen an Lerchen des Rassenkreises *Ammomanes deserti* in Nord-Arabien: zwischen den Verbreitungsgebieten der dunkelsten, auf schwarzer Lava lebenden Rasse und der hellsten vom hellen Wüstensand lag ein Zwischenfeld von nur wenigen Meilen, die Niederschlagshöhe war in beiden Gebieten die gleiche.

In unserer Sammlung befinden sich Belegstücke von *Rattus (Aethomys) namaquensis* von einem Marmorhügel in Ozondjache, einem Fundort, der rein geographisch und bezüglich der Niederschlagshöhe in das Verbreitungsgebiet der dunklen *„waterbergensis"*-Rasse fällt, ja sogar in der Mitte zwischen den beiden Hauptfundplätzen dieser dunklen Rasse, dem Omboroko-Gebirge und dem Waterberg, liegt. Trotzdem gehören die Stücke dieses Marmorhügels zu der helleren Rasse *„siccatus"*. Umgekehrt wird der schwarz-rote Diabas des Ombutoso-Gebirges, 50 km nördlich von Okahandja, von der dunkelsten Phase der dunklen *„waterbergensis"*-Rasse bewohnt, obwohl dieser Bergstock in das Verbreitungsgebiet der hellen *„siccatus"*-Rasse fällt und obwohl der nächstgelegene Fundort von *siccatus* nur 12 km vom Ombutoso-Gebirge entfernt liegt (Kuppe aus hellem Gneis-Granit auf Farm Eckenberg). —

A l l e s i n a l l e m k a n n k e i n Z w e i f e l d a r a n b e s t e h e n , d a ß d e r E i n f l u ß d e r B o d e n f ä r b u n g a u f d a s F a r b k l e i d v o n K l e i n s ä u g e r n u n d V ö g e l n u n s e r e s L a n d e s g r ö ß e r i s t a l s d e r E i n f l u ß d e r N i e d e r s c h l a g s m e n g e . Es müssen sich also noch weitere Reizquellen der Umwelt (außer der des Klimas) innerhalb der Plastizität des Keimplasmas auswirken, um das Phänomen der Farbübereinstimmungen von Körperfarbe und Untergrund zu bewirken.

Die Begriffe „Umgebungstracht" und „Schutztracht" müssen klar von einander getrennt werden, wenn auch die Mehrzahl der Umgebungstrachten sich naturgemäß als Schutztrachten auswirken. Aber nicht alle. Die Schutzwirkung der gut „angepaßten" Umgebungstrachten unserer nachtlebenden Kleinsäuger ist minimal. Es gibt aber auch unter den Tagtieren Fälle von Farbübereinstimmungen, in denen man nur von einer Umgebungstracht, nicht von einer Schutztracht, sprechen kann. Hierzu ein Beispiel aus der südwestafrikanischen Reptilienwelt.

Im küstennahen Teil der Namib lebt die kleine Wüsten-Otter *Bitis peringueyi*. Sie hat sich in Anpassung an das Leben im Wüstensand nicht nur zum Seitenwinder entwickelt — im Gegensatz zu der Hochlandform dieser Gattung, der Puffotter *Bitis arietans* —, sondern hat sich auch eine überaus vollkommene Umgebungstracht zugelegt. „Die Anpassung der Färbung an den Untergrund ist bei ihr auf die Spitze getrieben" (Mertens, 10). Als Schutztracht kommt dieser Umgebungstracht kaum Bedeutung zu,

denn erstens gibt es im Verbreitungsgebiet dieser Zwergotter, das ich genauestens kenne, überhaupt keine potentiellen Feinde (Mungos, Mambas, Kobras, schlangenfressende Raubvögel), und zweitens lebt sie fast nur unter der Erdoberfläche, da sie die Fähigkeit besitzt, sich mit den Rippenenden in weniger als einer Minute in den Sand einzuschaufeln und auch „die Kopfoberseite durch einige rasch aufeinanderfolgende seitliche Kopfbewegungen bis auf die nach oben gerichteten Augen mit Sand zu bedecken" (Mertens). Bei weitem den längsten Teil des Tages verbringt diese Otter unter der Erdoberfläche. „Sie pflegt sich nach kurzen Streifzügen im Sande sogleich zu verstecken" (Mertens). Mit einer Herauszüchtung durch „natürliche Auslese" ist die hochgradig ausgeprägte Übereinstimmung von Körperfarbe und Untergrund nicht zu erklären. Arterhaltend wäre eine Mutation gewesen, die dieser Schlangenart das Zischen „abgewöhnt" hätte, denn dadurch verrät sie ihren Standort und bringt sich selbst in Gefahr. Schlangenvertilger kann sie durch ein solches Verhalten nicht abschrecken, nur anlocken. —

Eine Farbaufnahme, die den kleinen Wüstennager *Gerbillus gerbillus* und die Zwergotter *Bitis peringuevi* auf dem Dünensand der Atlantikküste zeigt, ohne in der Beschriftung zu betonen, daß es sich bei der im Bilde wiedergegebenen Maus um eine nachtlebende Form und bei der Zwergotter um eine Schlangenart handelt, die mehr unter als auf dem Sande lebt, ist eine Unwahrheit in sich. Sie wird zur Täuschung, wenn sie als Beweis für die „formende Kraft der natürlichen Zuchtwahl" angepriesen wird. Denn in beiden Fällen handelt es sich nicht um „Schutztrachten", sondern um „Umgebungstrachten". —

In vollem Bewußtsein des „mystischen" Beigeschmacks, der jedem Deutungsversuch des Evolutionsgeschehens auf anderer Basis als der einer auf Zweckmäßigkeit gegründeten mechanischen Auslese nun einmal anhaftet, bin ich von der Möglichkeit einer durch Sinneseindrücke ausgelösten, in psychische Regungen verarbeiteten Umweltsprägung im Rahmen einer mehr oder weniger ausgeprägten Plastizität des Keimplasmas überzeugt und der Ansicht, daß hierbei der oben erwähnte Anpassungstrieb eine Rolle spielt. Die Schwierigkeit liegt darin, diese Vorgänge der menschlichen Beobachtung zugänglich zu machen.

Zu 2. Direkter Einfluß der Umwelt auf die Pigmentausbildung im heranwachsenden Haar- bzw. Federkleid.

Viele Reptilien in Südwestafrika (wie auch in anderen Ländern) passen sich dadurch ihrem Lebensraum an, daß bei ihnen über das Nervensystem geleitete Umweltreize bestimmte Pigmentwanderungen in den Farbstoffzellen auslösen. Wahrscheinlich werden nur optische Reize in dieser Weise verarbeitet. Bei geblendeten Tieren versagt der Farbwechsel. Das Chamaeleon, das wegen seiner hohen Fähigkeit, die Körperfarbe zu wechseln, am häufigsten in diesem Zusammenhang genannt wird, macht von dieser Fähigkeit mehr in aposematischem als in prokryptischem Sinne Gebrauch, bei

ihm wird der Farbwechsel häufiger durch Erregungszustände als durch optische Wahrnehmungen ausgelöst. Letzteres ist aber eindeutig der Fall bei der Zwergotter *Bitis caudalis*, den Eier-Schlangen *(Dasypeltis scabra)*, der Eidechse *Agama hispida aculeata* und einigen Geckos der Gattung *Pachydactylus*. Sie alle sind in der Lage, sich weitgehend der jeweiligen Farbe des Untergrundes, auf dem sie leben, anzupassen. — Eine Beeinflussung der Haar- bzw. Gefiederfärbung von Warmblütern durch Umweltfaktoren ist nur möglich, solange das Haar bzw. die Feder im Wachsen sind und Anschluß an den Blutkreislauf haben.

Den Nachweis für das Bestehen solcher Möglichkeiten lieferte u. a. ein Versuch von H. Weber (16) an männlichen Kreuzschnäbeln. Rote Wildfänge dieses Vogels werden bei der ersten Gefangenschaftsmauser gelb und behalten das gelbe Gefieder in Gefangenschaft zeitlebens, auch wenn sie in Großvolieren gehalten werden und ihnen alles an Nahrung geboten wird, was sie draußen finden. Dagegen regenerierten sie schon nach 17 Tagen an den Rupfstellen auf Brust und Bürzel rote Federn, wenn sie im Freiflug gehalten, jedoch weiterhin am Futtertisch verpflegt wurden. Weber faßt seine Versuchsergebnisse wie folgt zusammen: „Von der Art der Nahrung hängt es nicht ab, ob ein männlicher Kreuzschnabel gelb bleibt oder rot wird. Aus meinen bisherigen Versuchen folgere ich, daß nur solche Kreuzschnäbel rote Federn hervorbringen, die volle Bewegungsfreiheit genießen."

Es sind demnach auch Farb-Anpassungen denkmöglich, die durch direkte Umweltprägung ohne Mitwirkung des Keimplasmas hervorgerufen werden.

Ich glaube nicht, daß nahrungsbedingte Farbunterschiede bei den südwestafrikanischen Kleinsäugern bestehen. Die Analogien in der Ausbildung von Farbrassen umfassen Insektenfresser, Fleischfresser und Körnerfresser, Raubtiere, Huftiere (Klippschliefer) und Nagetiere.

Schlußfolgerungen und Zusammenfassung

Jeder, der sich mit dem Problem der Farbanpassungen beschäftigt, nimmt für sich in Anspruch, von weltanschaulicher Voreingenommenheit frei zu sein. Die Vielfalt der Erscheinungen in der lebenden Natur ist aber so groß und allen Gesetzmäßigkeiten stehen eine so große Anzahl von Ausnahmen gegenüber, daß jede noch so schlechte Theorie über das Zustandekommen der Farbübereinstimmungen durch eine große Zahl von Musterbeispielen gestützt werden kann. Die subjektive Einstellung des Bearbeiters zum Naturgeschehen leitet ihn, bewußt oder unbewußt, bei der Sichtung dieser Musterbeispiele. Jemand, der die Natur in der Hauptsache aus dem Erleben kennt, wird häufig anderen Schlußfolgerungen bei der Deutung der Naturvorgänge zuneigen, als derjenige, der sie rein gedanklich zu erfassen sucht.

Die Gründe, die mich veranlassen, das Problem der Anpassungsfarben und des Umwelts-Parallelismus im Sinne einer gleichen Reaktion auf bestimmte Standorts- und klimatische Bedingungen zu deuten und nicht als ein vom zufallsdiktierten Selektionismus geschaffenes technisches Wunderwerk, sind zusammenfassend folgende:

1. Vergleicht man rein mengenmäßig den Bestand an Kleinsäugern des Beobachtungsgebietes, insbesondere den der Namib-Wüste, mit dem tatsächlichen Bestand an potentiellen Feinden, und berücksichtigt man die Jagdmethoden dieser potentiellen Feinde, so könnte sich eine Ausmerzung unangepaßter Formen, zumal es sich in 80% der Fälle um nachtlebende Tiere handelt, nur in unendlich langen Zeiten auswirken.

2. Diese Jahrtausende haben nur theoretisch für die Evolution der Rassen zur Verfügung gestanden. Praktisch wurde eine kontinuierliche Weiterentwicklung positiver Anpassungs-Mutationen durch wiederkehrendes Massensterben infolge Dürrekatastrophen und epidemischer sowie parasitärer Erkrankungen häufig unterbrochen.

3. Von den Umwelteinflüssen, die für eine Prägung der Farbmerkmale in Frage kommen, schaffen die Einflüsse des Klimas den groben Rahmen. Er genügt häufig in den Fällen, in welchen eine ebenfalls klimabedingte Gesteinsverwitterung und Bodenfärbung zur Erreichung der Farbübereinstimmung beisteuert.

4. Die Gloger'sche Klima-Regel verliert immer dann an Gültigkeit, wenn sie mit den biologischen Erfordernissen einer Einpassung in die Umwelt in Konkurrenz tritt. Das häufige Vorkommen konvergenter, unter den gleichen Standortsbedingungen lebender, aber genetisch nicht miteinander verwandter Formen einerseits und das Auftreten unterschiedlich gefärbter, dem jeweiligen Untergrund angepaßter Formen in Gebieten mit gleichen klimatischen Verhältnissen andererseits lassen vermuten, daß noch andere Umweltreize bei der Festlegung des Phänotyps eine Rolle spielen. Denkmöglich sind:

a) Reize, die die Mutation auslösen,

b) Reize, die unter den Genen eines plastischen Keimplasmas auswählen,

c) Reize, die sich auf die Pigmentsteuerung in den Farbstoffzellen auswirken.

Von diesen Möglichkeiten erscheint mir diejenige am wahrscheinlichsten, die von der Annahme einer verschieden großen Reaktionsbreite des Keimplasmas ausgeht. Es wird nur der Rahmen ausgenutzt, den die Erbmasse setzt, und zwar dadurch, daß Umweltreize sich innerhalb dieses Rahmens auswirken. Farb-„Rassen" sind nur unterschiedliche Ausdrucksformen der gleichen „geographischen" Rasse, solange sich nicht weitere morphologische Unterschiede hinzugesellen. Sie sind keine Vorstufen auf dem Wege zur Artbildung, keine Micro-Evolutionen, die sich zu Macro-Evolutionen ausweiten könnten. Geographische Rassen, die nicht zur Aufspaltung in farbunterschiedene Standortsformen tendieren, haben die gleichen Evolutions-Chancen wie die farbaufspaltenden, wenn letztere auch im Kampf ums Dasein selektive Vorteile besitzen. Erbsprünge, die das Keimplasma ändern und zur Neubildung von Formen führen, werden theoretisch in beiden Fällen gleich häufig auftreten.

5. Viele Naturbeobachtungen machen das Bestehen eines „Urtriebes", sich der Umwelt anzupassen, wahrscheinlich. Ein solcher Trieb wird auch für die Fälle als gegeben angesehen, in denen Tiere ihren Trachtenschutz dadurch erreichen, daß sie einen mit der eigenen Körperfarbe übereinstimmenden Untergrund aufsuchen. Es wird angenommen, daß sich dieser Anpassungstrieb auch im Keimplasma bei der Festlegung der Körperfarbe auswirkt.

Es müßte versucht werden, die Zusammenhänge im Experiment zu klären und vor allem die Frage der Erbfestigkeit der Farbvarianten zu prüfen, indem man die Umwelteinflüsse in bestimmter Richtung abändert. Man müßte den hellen Formen des Lokal-Kolorits „Usakos" beispielsweise in Gefangenschaft Umweltsverhältnisse aufzwingen, die denen der dunklen Formen des Lokal-Kolorits „Omboroko" entsprechen, und durch Parallelversuche den sehr unterschiedlichen Höhenlagen dieser beiden Fundgebiete Rechnung tragen. Bei der schnellen Generationsfolge der kleinen Nager liegen positive Versuchsergebnisse im Bereich der Möglichkeit. Die Durchführbarkeit eines solchen Versuches ist für mich kein technisches, nur ein finanzielles Problem.

Schrifttum

1. Department of Agriculture and Forestry, Zoological Survey, Gerbille Control, An Aid to Crop Protection and Plague Prevention. May 1941.

2. Department of Transport, Weather Bureau, 3/53. Average Rainfall S.W.Africa. Pretoria.

3. Dice, Lee R., Ecologic and Genetic Variability Within Species of Peromyscus. The American Naturalist, Vol. 74, 1940.

4. Frank, Fr., Die Kausalität der Nagetier-Zyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere, Bd. 43, 1954.

5. Heidke, P., Die Niederschlagsverhältnisse Südwestafrikas. Mittl. aus den deutschen Schutzgebieten, 32, 36, 1919.

6. Heikertinger, Fr., Das Rätsel der Mimikry und seine Lösung. G. Fischer, Jena, 1954.

7. Hoesch, W., Über die Rassenbildung der südwestafrikanischen Bodenvögel unter Berücksichtigung von Wasserabhängigkeit, Niederschlagsmenge und Bodenfärbung. Journal für Ornithologie 94, Heft 3/4. 1953.

8. MacDonald, J. D., Forms of the Red-cap Lark in Southern Africa. Annals of the Transvaal Museum, Pretoria, Vol. 22, 1952.

9. Meinertzhagen, R., Birds of Arabia. Oliver and Boyd, Edinburgh, 1954.

10. Mertens, R., Die Amphibien und Reptilien Südwestafrikas. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, 490, Frankfurt a/M. 1955.

11. Niethammer, G., Die Schutzanpassung der Lerchen. Journal f. Ornithologie, Sonderheft 1940.

12. Niethammer, G., Zur Vogelwelt des Ennedi-Gebirges. Bonner Zoologische Beiträge, 1955, S. 58.

13. Roberts, A., The Mammals of South Africa. Central News Agency, S.A., 1951.

14. Stresemann, E., Ökologische Sippen-, Rassen- und Artunterschiede bei Vögeln. Journal f. Ornithologie, 91, Heft 2/3, 1943.

15. Walter, H., Die ökologischen Verhältnisse in der Namib-Nebelwüste (Südwestafrika). Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 1936, Bd. 84.

16. Weber, H., Bewirkung des Farbwechsels bei männlichen Kreuzschnäbeln. Journal f. Ornithologie, Bd. 94, Heft 3/4. Juli 1953.

17. Zimmermann, W., Evolution. Verlag Karl Alber, Freiburg, 1954.

18. Zumpt, F., Myasis in man and animals in Africa. S. A. Journal of Clinical Science. Vol, 2, Nr. 1, 1951.

Mündliche, die Ökologie des Landes betreffende Informationen verdanke ich dem Regierungsgeologen, Herrn Dr. H. Martin und dem Leiter der Wetterbeobachtungs-Station in Windhoek, Herrn Dr. M. Skoberla.

Anschrift des Verf.: W. Hoesch, P.O.B. 110, Okahandja, Südwestafrika.